

УДК 576.895.772 : 574.91

**ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ЭТОЛОГИЧЕСКИХ  
ОСОБЕННОСТЕЙ МАРШРУТНОЙ ОРИЕНТАЦИИ  
СЛЕПНЕЙ *HYBOMITRA* (DIPTERA: TABANIDAE)**

© В. П. Иванов

В статье приводятся результаты, полученные при изучении полетных траекторий слепней рода *Hybomitra*, выпускавшихся со стартовых площадок, размещенных на разных расстояниях от береговой линии на водном зеркале озера площадью около 1 км<sup>2</sup>, и обсуждаются некоторые вопросы маршрутной ориентации насекомых.

Ориентация состоит в регуляции пространственного соотношения организма с внешней средой, обеспечиваемого разнообразной сенсорной информацией, поступающей от рецепторов в центральную нервную систему. Существующие представления о функциональных механизмах ориентации насекомых основаны на изучении таксических и оптомоторных реакций, морфофизиологических особенностей сенсорных систем, а также на исследованиях маршрутных трасс в природной среде обитания (Fraenkel, Gunn, 1940; Мазохин-Поршняков, 1965; Фриш, 1966; Adler, 1971; Dethier, 1972; Шовен, 1972; Horridge, 1975; Хайнд, 1975; Францевич, 1980; Мак-Фарленд, 1988). Традиционно в этих работах рассматривают локомоторные реакции как поведенческие корреляты ориентации.

В паразитологической литературе ориентации слепней уделяется большое внимание в связи с разработкой биологически обоснованных комплексных мероприятий, направленных на снижение численности этих кровососущих двукрылых (Скуфьин, 1958, 1959; Потапов, 1961; Beesley, Crowe, 1963; Bennett, Smith, 1968; Joyce, Hansons, 1968; Schultse e. a., 1975; Sheppard, Wilson, 1976; Купрессова и др., 1977; Morgan, Lee, 1977; Hansons, 1979; Sheppard e. a., 1980; Константинов, 1993; Иванов, 1994, 1998 и др.). Для изучения маршрутных трасс обычно проводят количественные учеты помеченных особей, выпускаемых со стартовых площадок и отлавливаемых привлекающими ловушками. Этот методический подход позволяет составить лишь самое общее представление о маршрутной ориентации, поскольку траектории полета часто остаются неизвестными.

Недавно нами была предложена методика изучения маршрутных трасс насекомых, выпускаемых со стартовых площадок, размещенных на сравнительно обширной однородной ровной поверхности, что создает благоприятные условия для визуального наблюдения полетных траекторий. В этой работе (Иванов, 1994) изучали особенности полетных трасс слепней рода *Hybomitra*, прокладываемых над водным зеркалом небольшого озера, и были приняты специальные меры, чтобы по возможности учесть влияние на маршрутную ориентацию мотивационного и общего физиологического состояния подопытных насекомых. С этой целью в экспериментах использовали слепней, собранных во время поиска ими на прокормителе места для кровососания и затем содержавшихся в течение некоторого периода в идентичных контролируемых лабораторных условиях. Одинаковыми во всех эксперимен-

тах были также условия транспортирования подопытных особей на учетные станции и выпускация со стартовых площадок.

В предлагаемой статье приводятся новые данные, полученные при изучении полетов слепней рода *Hybomitra* над водным зеркалом озера, и обсуждаются некоторые вопросы маршрутной ориентации насекомых.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Работа была выполнена на стационаре Зоологического ин-та РАН в д. Аннинское (Псковская обл., Себежский р-н) во второй и третьей декадах июля. Объектами исследования были слепни рода *Hybomitra* (*H. bimaculata*, *H. nitidifrons*, *H. muchlfeldi*), принадлежащие к размерному типу — тело 14—18 мм длины. В экспериментах использовались насекомые сравнительно больших размеров, что создает определенные преимущества для визуального наблюдения траекторий полета. Слепни хорошо видны на фоне небосвода и водного зеркала на расстоянии по крайней мере до 100 м от стартовой площадки. Кроме того, избранное ими на стартовой площадке направление полета обычно остается неизменным до береговой полосы, что позволяет с хорошей точностью экстраполировать траекторию движения относительно береговых ориентиров на дальних участках полетной трассы, проложенной над водным зеркалом.

Слепней отлавливали во время поиска ими на естественном прокормителе места для кровососания и помещали в энтомологические садки, представляющие собой проволочный цилиндрический каркас 40 см высоты, 30 — в диаметре, обтянутый мельничным газом. В садок помещали по 100—150 особей. Период пребывания отловленных слепней в ловушке до перенесения в садок составлял около 1—2 с. Садки разместили в полутемном помещении с естественной длиной дня и температурой 16—18° и периодически опрыскивали водой с целью поддержания уровня влажности, необходимого для выживания отловленных особей. В этих условиях локомоторная активность слепней была почти полностью заторможенной, они располагались в верхней части садка, сидя неподвижно. Локомоторная активность полностью восстанавливалась в течение нескольких минут после перенесения садка в светлое помещение. Смертность слепней в садках не превышала 10 % в первые 4 сут после отлова, но возрастала до 30—40 % на 5-е и до 70—80 % — на 6-е сутки. Слепни с пониженной жизнеспособностью предпочитали находиться в нижней части садков, и они не использовались нами в экспериментах.

Перед выполнением учета 20—25 слепней переносили стеклянной пробиркой диаметром 30 мм из энтомологического садка в небольшой специальный садок, имеющий верхнюю прозрачную плексигласовую стенку с круглым отверстием, закрываемым поворотной заслонкой. Затем верхнюю стенку садка закрывали светозащитной шторкой и садок транспортировали на учетную станцию. Стартовой площадкой была одноместная шлюпка, садок находился в ней на высоте 80 см от водного зеркала озера. Продолжительность пребывания слепней в садке, закрытом светозащитной шторкой, составляла 20 мин. С окончанием этого периода шторку удаляли и через 5 мин световой адаптации открывали входное отверстие в верхней стенке садка.

Учеты проводили в течение учетных периодов продолжительностью 20—30 мин на 4 учетных станциях (IV—VII). На каждой станции было выполнено от 2 до 6 учетов. Станции IV и V находились в западной части озера. Станция VI была размещена между двумя мысами, отделяющими небольшой залив в северо-восточной части озера, станция VII располагалась в центральной части этого залива. В учетных бланках отмечали сроки стартовой актив-

ности подопытных особей, направление траектории полета относительно береговых топографических ориентиров, угол наклона траектории к горизонтальной плоскости и высоту траектории на стартовом, маршрутном и целевом (прибрежном) отрезках трассы. Углы наклона и высоту траектории оценивали глазомерно-сравнительным способом: визуальным сопоставлением с угломером и измерительными рейками, размещенными на стартовой площадке.

Учетные бланки представляли собой топографическую схему оз. Аннинское (масштаб 1 см: 60 м), на которой были обозначены стартовые станции и береговые топографические ориентиры. Это позволило использовать графический способ изображения траекторий полета наряду с их текстовой характеристикой. Оз. Аннинское имеет площадь водной поверхности около 1 км<sup>2</sup> и низкие пологие берега, повышающиеся на одном из участков береговой полосы до 3—4 и до 10—12 м — на мысе, расположенном в северо-восточной части озера. Прибрежная древесная растительность представлена преимущественно лиственными породами и окаймляет озеро почти по всей длине береговой линии. Упрощенная топографическая схема озера показана на рис. 1.

В протоколах учетов указывали температуру и относительную влажность окружающего воздуха — по данным метеопункта Аннинского стационара Зоологического ин-та РАН, направление и скорость ветра — по метеосводкам местной метеостанции и характер облачности — по результатам визуальных наблюдений.

Более подробное описание методики дается в одной из наших предыдущих работ (Иванов, 1994).

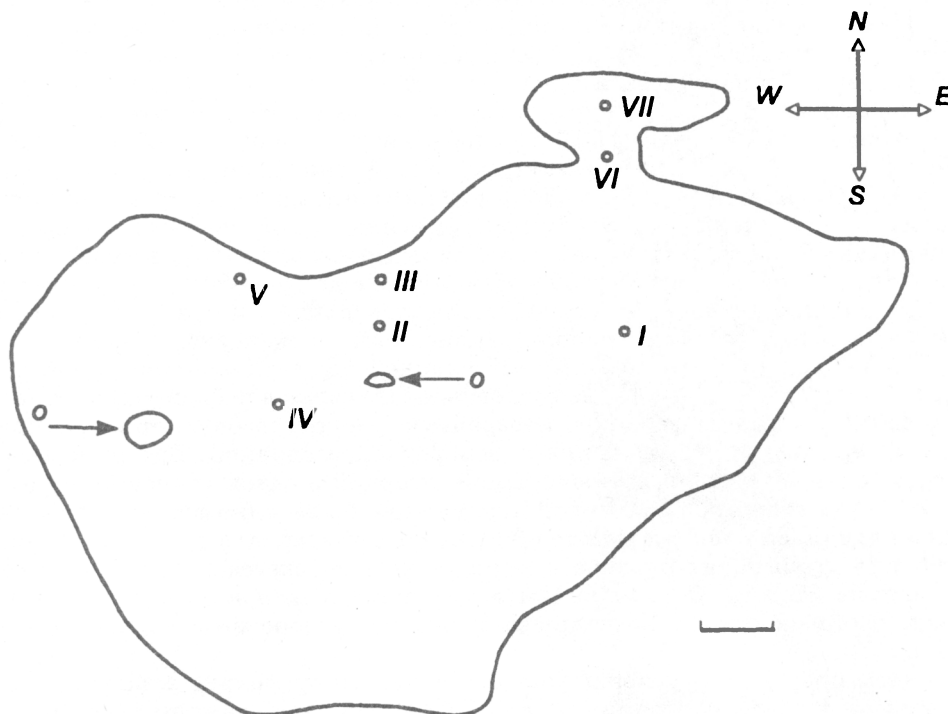


Рис. 1. Топографическая схема оз. Аннинское (линейный масштаб 120 м).

I—VII — учетные станции; o — остров.

Fig. 1. The topographic plane of the lake Anninskoje (the scale 120 m).

## ПОЛУЧЕННЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ

Как известно, полет над протяженной водной поверхностью не является чем-то необычным для слепней. Они нередко посещают озера и реки, летая над водным зеркалом вдоль береговой линии или прокладывая трассу к противоположному берегу над водной поверхностью сравнительно небольших материковых водоемов. Вероятно, это связано с предпочтением достаточно или избыточно увлажненных биотопов и относительно обширных открытых пространств, обеспечивающих благоприятные условия для визуальной обзорной ориентации.

Как показали результаты, полученные в одной из предыдущих наших работ (Иванов, 1994), при благоприятных погодных условиях большинство слепней, которых выпускали со стартовых площадок, размещенных на разном расстоянии от береговой полосы, предпочитали лететь к ближним участкам береговой линии (рис. 2). На стартовых станциях, находившихся в 20—90 м от берега, некоторые слепни направлялись не к верхней границе крон, а предпочитали полет над водным зеркалом вдоль береговой линии. Когда расстояние до берега составляло больше 50 м, слепни часто прокладывали полетную траекторию на высоте от 20 см до 1.5 м от поверхности воды (рис. 3). Менее благоприятные летные условия, например снижение температуры окружающего воздуха до 15—17° в сочетании со сплошной облачностью или сильный ветер (5—10 м/сек), вызывали снижение интенсивности лета и уменьшение численности слепней, следовавших к дальним участкам береговой линии. Многие слепни при этих погодных условиях направлялись к средним и нижним ярусам крон прибрежной древесно-кустарниковой растительности. При сильном ветре удовлетворительная летная активность наблюдалась только на стартовых площадках, находившихся вблизи берега, и большинство слепней следовали не по кратчайшему пути к береговой полосе, а под некоторым углом к ней, предпочитая полет по ветру или против ветра. Полеты слепней к берегу со стартовых площадок, размещенных на расстоянии 20—30 м от береговой полосы, наблюдались в условиях низкой освещенности, а именно с наступлением глубоких сумерек, и при понижении температуры окружающего воздуха до 15°. Снижение температуры до 14—14.5° вызывало сильное затормаживание двигательной активности и появление у многих особей холодового оцепенения.

Результаты, полученные на других 4 учетных станциях (IV—VII), подтверждают данные предыдущей работы. При благоприятных погодных условиях большинство слепней покидали стартовую площадку с интервалами между отлетами продолжительностью до 3 мин (рис. 4). Наиболее активные насекомые начинали покидать стартовую площадку через несколько секунд после того, как открывали входное отверстие садка. Но у многих подопытных особей период адаптации к условиям стартовой площадки был значительно более продолжительный. Нередко несколько слепней оставались в садке до окончания учетного периода.

Во время пребывания подопытных особей на стартовой площадке основную часть их предполетного бюджета времени составляли периоды полной моторной иммобилизации (пассивного отдыха), чередующиеся с чисткой тела и короткими пробежками. Некоторые слепни выполняли непродолжительные, длительностью обычно до 7 с, полеты над стартовой площадкой, иногда заканчивавшиеся посадкой на экспериментатора, проводившего учет. Однако среди них насекомые, демонстрировавшие акты кровососания, были единичными и составляли около 6 % от общей численности слепней, использованных во всех экспериментах.

Питательные реакции наблюдались лишь у нескольких подопытных слепней и обычно состояли из небольшого числа (от 2 до 6) снижений к водному

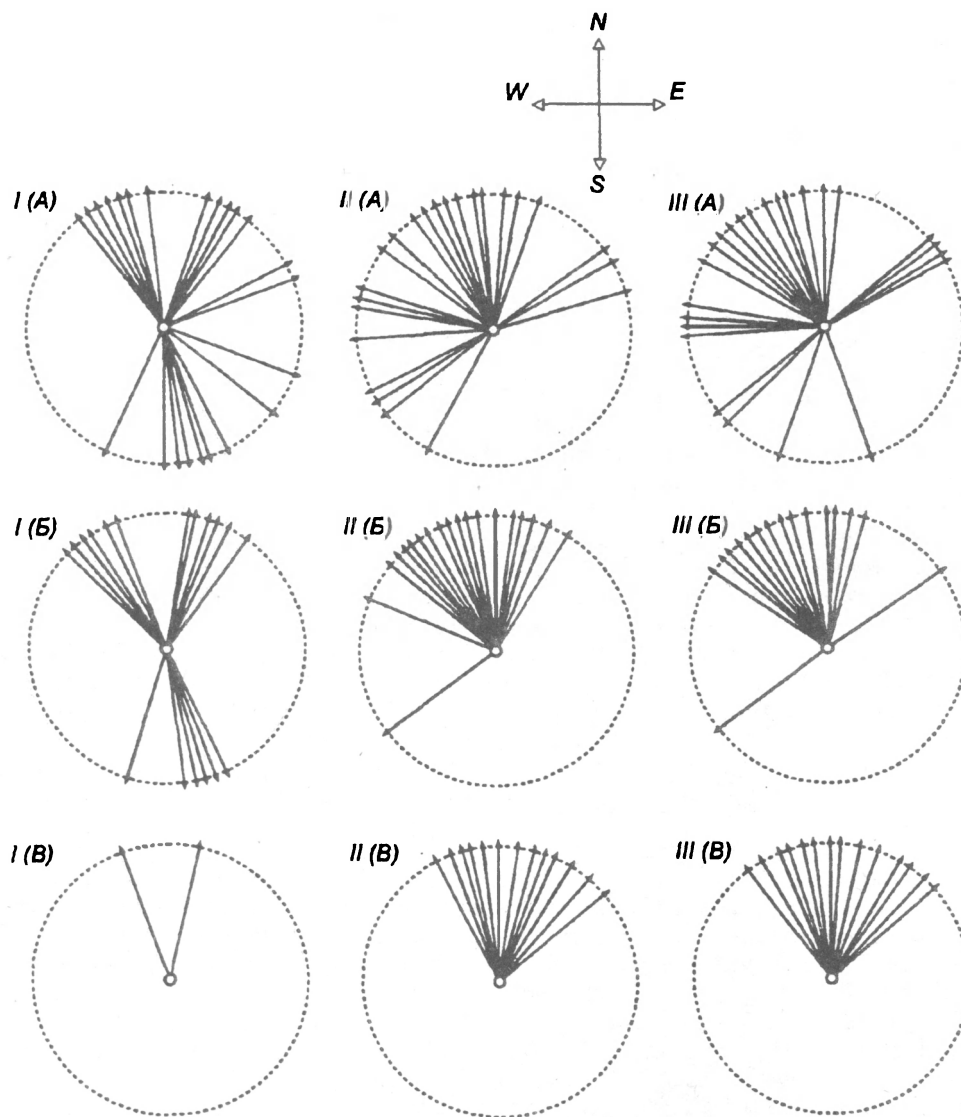


Рис. 2. Схематическое изображение направлений маршрутных трасс слепней рода *Hybomitra* на учетных станциях I—III при разных метеорологических условиях (A—B).

A:  $t$  17—22°, в. 0—1 м/сек, обл. 0—5 %; B:  $t$  16—17°, в. 3—5 м/сек, обл. 60—100 %; B:  $t$  16—17°, в. 5—8 м/сек, обл. 80—100 %.

Fig. 2. The schematic representation of the flight frajectories of *Hybomitra* for the starting-points I—III under various meteorological circumstances (A—B).

зеркалу неподалеку от стартовой площадки, которым сопутствовало кратковременное соприкосновение с водной поверхностью. На прикосновение к водному зеркалу указывало появление в этом месте маленьких круговых волн, которые особенно хорошо видны на гладкой поверхности воды, т. е. при безветрии или слабом ветре. Как известно, при соприкосновении с водной поверхностью насекомые могут захватывать небольшую каплю воды, удерживаемую расположенными на поверхности тела волосками.

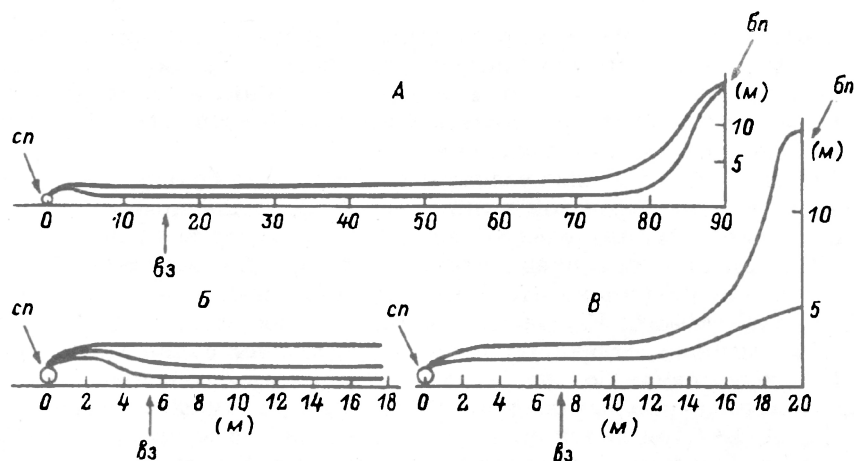


Рис. 3. Схематическое изображение наиболее характерных маршрутных траекторий слепней рода *Hybomitra* на учетных станциях II (А), I, IV (Б) и III (В). Стартовая площадка (сн) находилась в 80 см над водным зеркалом (вз). На рис. А и В указаны расстояния до берега и высота береговой полосы (бп).

Fig. 3. The forms of the flight trajectories of *Hybomitra* for the starting-points II (A), I, IV (B) and III (B).

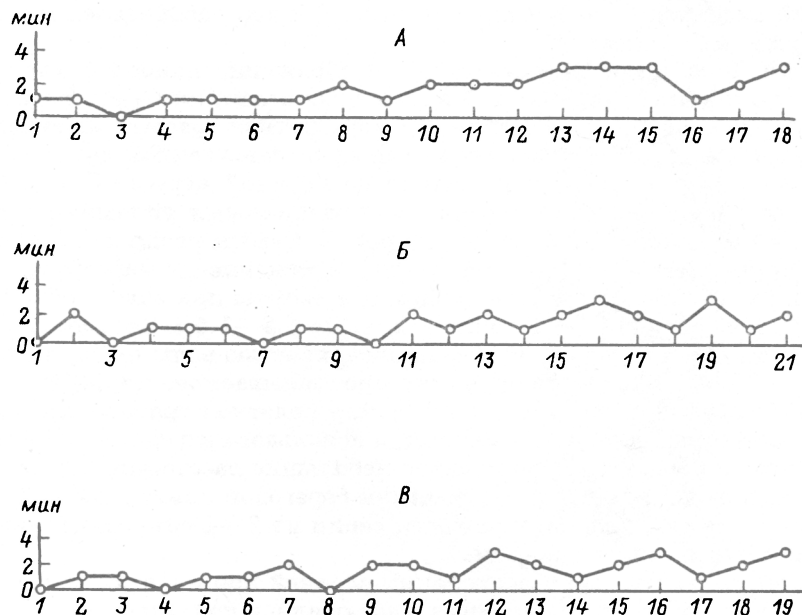


Рис. 4. Полетная активность слепней рода *Hybomitra* при благоприятных погодных условиях на учетных станциях V (А), VI (Б) и VII (В).

По оси абсцисс — очередность отлетов со стартовой площадки; по оси ординат — интервалы между отлетами, указанные с точностью до 1 мин.

Fig. 4. The flight activity of *Hybomitra* for the starting-points V (A), VI (B) and VII (B).

Таким образом, полученные результаты показали, что на стартовых станциях подопытные слепни сохраняли удовлетворительную летную активность, не проявляли сильного питьевого побуждения, но в предстартовый период мотивация поиска прокормителей у большинства особей, вероятно, была почти полностью заторможенной.

При благоприятных летных условиях на станции *IV* большинство слепней следовали к участку береговой линии, наименее удаленному от стартовой площадки, и лишь несколько особей направились к дальним участкам берега (рис. 5, *IV*). Аналогичные предпочтения в избирании направления полета демонстрировали слепни на станции *V*, находившейся в 30 м от берега (рис. 5, *V*). На станции *VI*, размещенной в северо-восточной части озера между двумя мысами, отделяющими с юга небольшой залив, при благоприятных летных условиях большинство слепней следовали к мысам и только единичные особи прокладывали трассу к дальним участкам береговой полосы (рис. 5, *VI*, *A*, *B*). При сильном, порывами до 10—15 м/сек, юго-западном ветре некоторые слепни направлялись к северному берегу залива, расположенному в 130—150 м от стартовой площадки, избирая направление маршрута, сходное с направлением ветра (рис. 5, *VI*, *B*). Учетная станция *VII* находилась в центральной части этого залива. На этой станции многие слепни предпочитали лететь к северному берегу залива, находившемуся в 60—80 м, но некоторые следовали к другим участкам береговой линии, расположенным на расстоянии от 90 до 170 м от стартовой площадки (рис. 5, *VII*). Наиболее характерная особенность станции *VII* состояла в том, что расстояние от стартовой площадки до береговой линии залива было сравнительно небольшое. Как можно думать, именно этой особенностью и обусловлен свойственный для станции *VII* специфичный характер распределения полетных траекторий.

На рис. 3 приведено схематичное изображение наиболее характерных маршрутных траекторий слепней на учетных станциях *I—IV*. Как правило, слепни перед началом прокладывания маршрутной трассы выполняли виражи, имевшие вид полувитка, витка или пространственной двух- либо трех-витковой спирали с диаметром витков по крайней мере от 0.6 до 2 м. Эти виражи не обнаруживают корреляции с различными типами маршрутных траекторий и поэтому не показаны на рис. 3. Самым распространенным элементом коррекции полетной трассы при протяженности маршрутов над водным зеркалом выше 50 м было набирание высоты при взлете обычно от 1.5 до 2.5 м с последующим снижением часто до 0.2—1.5 м неподалеку от стартовой площадки и затем полетом над поверхностью воды по горизонтальной траектории. Другой способ коррекции прокладываемого маршрутного курса состоял в плавном изменении направления полетной траектории в горизонтальной или вертикальной плоскостях и использовался слепнями в основном при полетах к берегу на сравнительно небольшие расстояния. У нескольких особей, следовавших к дальним участкам береговой линии, наблюдалось выполнение в горизонтальной плоскости серии из 2—4 синусоидальных виражей амплитудой около 0.5—1 м.

Следует отметить, что у нескольких слепней при полетах над водной поверхностью на большие расстояния наблюдались полетные реакции, не типичные для остальных подопытных особей. Они следовали к берегу по траектории, наклоненной к плоскости горизонта под углом, составляющим до 20° и более, набирая высоту иногда выше 5 м сравнительно неподалеку от стартовой площадки. Аналогичный полет удавалось инициировать у некоторых слепней легким искусственным механическим раздражением крыльев или других частей тела. Эти наблюдения позволяют думать, что такие полетные траектории могут быть обусловлены стрессовым состоянием подопытной особи.

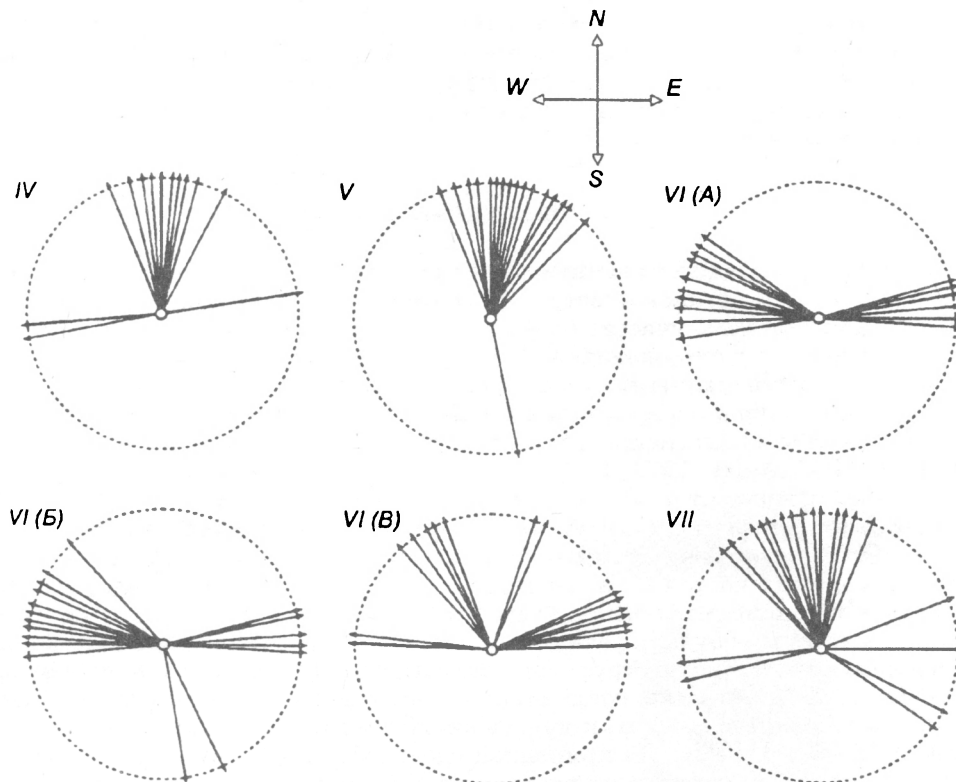


Рис. 5. Схематическое изображение направлений маршрутных трасс слепней рода *Hybomitra* на учетных станциях IV—VII.

IV:  $t$  24', в. 5—8 м/сек, обл. 20 %; V:  $t$  17', в. 5—8 м/сек, обл. 90 %; VIA:  $t$  18', в. 0—1 м/сек, обл. 5 %; VIB:  $t$  19', в. 3—5 м/сек, обл. 10—20 %; VIB:  $t$  21', в. 5—8 м/сек (порывами до 10—15 м/сек), обл. 60 %; VII:  $t$  20', в. 3—5 м/сек, обл. 10—20 %.

Fig. 5. The schematic representation of the flight trajectories of *Hybomitra* for the starting-points IV—VII.

Сходные данные получены нами на пчелах *Apis mellifera*. Пчел собрали во время фуражировки на цветках луговой герани, поместили в специальный садок и затем транспортировали на учетную станцию I. Когда на станции открыли входное отверстие садка, наиболее активные пчелы сразу начали покидать стартовую площадку и выполняли над нею многовитковый ориентационный полет. После ориентационного полета они следовали к береговой полосе в направлении, примерно совпадающем с направлением на фуражировочный участок, где были собраны, ориентируясь, по-видимому, по солнцу или распределению плоскополяризованных излучений небосвода. Часть пчел не выполняла ориентационного полета и направилась к ближним участкам береговой полосы, причем не только направление полета, но и полетные траектории были сходны с таковыми, характерными на этой учетной станции для слепней. Несколько пчел набирали высоту вблизи стартовой площадки до 10 м и больше, что, вероятно, следует считать неадекватной поведенческой реакцией, обусловленной нарушениями регуляторных механизмов маршрутной ориентации. Эти экспериментальные данные оцениваются нами как предварительные, поскольку, во-первых, численность подопытных пчел составляла лишь 40 особей и, во-вторых, примененную методику приходится признать неудовлетворительной ввиду сравнительно высокого про-



цента особей, для которых на стартовых площадках была характерна сильно пониженная активность. Тем не менее полученные предварительные результаты представляют определенный интерес, свидетельствуя о целесообразности продолжения аналогичных сравнительных исследований маршрутной ориентации насекомых.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Способы ориентации в значительной мере зависят от морфофизиологических особенностей органов чувств и функциональных механизмов центральной нервной системы, участвующих в регуляции пространственного соотношения организма с окружающей средой, отличаются большим разнообразием и могут быть разными в зависимости от стадии онтогенетического развития и у различных видов насекомых. Некоторые сравнительно простые способы учтены в классификации кинезов и таксисов (Fraenkel, Gunn, 1940; Kennedy, 1945; Adler, 1971; Хайнд, 1975; Мак-Фарленд, 1988). Традиционно к таксисам обычно относят направленное перемещение организма относительно ориентирующих раздражителей, хотя, как известно, в ориентации могут участвовать также нелокомоторные реакции, такие как движения головы или других частей тела (Хайнд, 1975). Существующие представления о кинезах и таксисах основаны главным образом на лабораторных исследованиях, в которых изучали реакции животных на небольшое число имеющих упрощенную сигнальную структуру искусственных стимулов-ориентиров: на точечные источники света, градиенты температуры или относительной влажности окружающего воздуха и другие аналогичные ориентирующие раздражители. В то же время для природной среды обитания характерно большое многообразие ориентирующих раздражителей, имеющих сложную комплексную структуру и действующих на сенсорные органы в различных сочетаниях в быстро меняющихся стимульных ситуациях. Кроме того, пространственная ориентация часто обусловлена не одним каким-либо таксисом, но является результатом интеграции нескольких таксических реакций. Такую ориентацию принято называть координированным таксисом.

У большинства насекомых важное значение в маршрутной ориентации имеют органы зрения и ориентирующими маршрутными зрительными раздражителями могут быть некоторые наземные объекты, а также солнце и плоскополяризованный свет неба (Jander, 1963; Мазохин-Поршняков, 1965; Фриш, 1966; Шовен, 1972; Францевич, 1980). Наряду со зрительными стимулами-ориентирами в маршрутной ориентации могут участвовать ольфакторные и другие ориентирующие раздражители. При этом разнообразные сигнальные раздражители, вызывающие и направляющие пищевые, репродуктивные или иные поведенческие акты, часто одновременно служат и стимулами-ориентирами.

Экспериментальные исследования прокладываемых слепнями над водным зеркалом полетных трасс показали, что маршрутная ориентация этих насекомых зависит от разнообразных эндогенных и экзогенных факторов: ориентирующих раздражителей, некоторых погодных условий (от температуры окружающего воздуха, сильного ветра и др.), индивидуальных особенностей и общего физиологического состояния организма. На стартовых площадках, размещенных на водной поверхности озера на разных расстояниях от береговой полосы, многие слепни следовали к ближним участкам берега. Это свидетельствует о том, что они могут пользоваться зрительными наземными маршрутными ориентирами и способны в определенных пределах оценивать расстояние до береговой линии. Траектории полета были расположены под разными углами к направлению ветра и, следовательно, не могут

быть обусловлены ориентацией по запаху. На использование слепнями в маршрутной ориентации зрительных наземных ориентиров указывают также полеты над водным зеркалом вдоль береговой линии и способность к изменению направления полетных трасс в горизонтальной плоскости, что не характерно для реакций, опосредуемых фототаксической ориентацией по солнцу.

Что касается предпочитаемых слепнями и другими насекомыми зрительных маршрутных наземных ориентиров, то о них известно относительно немного (Шовен, 1972). Принято считать, что такими ориентирами могут быть различные хорошо приметные объекты местности: неровности рельефа, обособленные деревья или кусты, стволы деревьев, хозяйственные постройки, столбы и др. Одной из характерных особенностей полетных трасс, присущей пчелам, осам и многим другим хорошо летающим насекомым, является плавное или иногда резкое изменение направления движения в горизонтальной или вертикальной плоскости. При этом резкое изменение направления горизонтального полета нередко происходит вблизи хорошо приметных предметов и иногда после выполнения около них небольших круговых или петлевидных виражей.

Наибольшее внимание уделялось изучению маршрутной зрительной ориентации роющих ос и эусоциальных жалящих перепончатокрылых. Работы Тинбергена (Tinbergen, 1935; Tinbergen e. a., 1938) и Бьюсекома (Beusekom, 1948) показали, что оса *Philanthus* запоминает местонахождение гнезда по совокупности расположенных вблизи него зрительных ориентиров (небольших камней, веток, еловых шишек и т. п.). Сходные результаты получены на шмелях *Bombus terrestris*, обычно устраивающих гнезда в луговых биотопах (Иванов, 1996а). Шмели *B. terrestris* могут пользоваться для опознавания гнезда обособленными островками цветущих цветковых растений и искусственными зрительными ориентирами (небольшими цветными столиками), расположенными на гнездовой территории. При этом наиболее важное значение имеют ориентирующие раздражители, находящиеся вблизи летка. Удаление зрительных стимулов-ориентиров, расположенных около летка, вызывало сильное увеличение длительности поиска гнезда шмелями, вернувшимися из фуражировочного полета, и некоторые особи в этой ситуации не способны отыскать леток. Аналогичные результаты, доказывающие важную роль зрительных ориентиров в опознании летка, получены на пчелах *Apis mellifera* (Шовен, 1972) и общественных осах *Vespula vulgaris* (Иванов, 1990, 1996б).

Внешний вид наземных ориентиров может сильно меняться в зависимости от особенностей освещения и ракурса. В природных наземных биотопах освещение отличается большой изменчивостью и зависит от азимута солнца, характера облачности, прозрачности атмосферного воздуха и других аналогичных факторов. Полагают, что должны существовать специальные функциональные механизмы, обеспечивающие константность зрительного восприятия, т. е. способность к распознаванию объектов окружающей среды независимо от ракурса и освещения (Мазохин-Поршняков, 1965; Хайнд, 1975).

Слепни рода *Hybomitra* перед началом прокладывания маршрутной трассы часто выполняют виражи, имеющие вид полувитка, витка либо пространственной двух- или трехвитковой спирали. Как известно, аналогичные витки, предшествующие прокладыванию маршрута, характерны для многих насекомых. В этот период происходит избирание направления маршрута, таким образом, существуют веские основания полагать, что они имеют ориентационное значение. Предмаршрутные ориентационные виражи часто завершаются резким изменением направления движения и полетом по прямой или плавной изогнутой траектории. Эти наблюдения и некоторые

экспериментальные данные (Иванов, 1998) позволяют предположить, что избирание направления маршрута происходит в сравнительно короткий интервал времени при выполнении ориентационного витка, непосредственно предшествующего прокладыванию маршрутной трассы, и предопределяется ориентирующими раздражителями, находящимися в этот момент в поле зрения насекомого. Наиболее сложные предмаршрутные ориентационные реакции свойственны эусоциальным жалящим перепончатокрылым (Шовен, 1972; Иванов, 1990, 1996а, 1996б). При первом самостоятельном посещении внегнездовой территории они выполняют около гнезда ориентационный полет, состоящий из характерной серии круговых и петлевидных витков и обеспечивающий запоминание зрительных ориентиров гнезда и летка, а также избирание направления маршрута.

Если обобщить результаты изучения маршрутных трасс, прокладываемых насекомыми на местности, можно различать следующие элементы маршрутных полетных траекторий: взлетный участок, предмаршрутные ориентационные виражи, собственно траекторию маршрута, предпосадочные виражи и посадочный участок траектории. К элементам корректирования маршрутных трасс могут быть отнесены плавное или резкое изменение направления полета в вертикальной либо горизонтальной плоскостях, а также ориентационные виражи, иногда сопутствующие изменению направления полетной трассы.

Функциональные механизмы пространственной ориентации предопределяются морфофизиологическими особенностями сенсорных систем и специализированных отделов центральной нервной системы, участвующих в ориентационных реакциях. Это обуславливает большое разнообразие ориентационных способностей насекомых, связанное с различиями в уровне эволюционного развития видов и адаптацией к разным экологическим условиям существования. Большой вклад в изучение этих механизмов вносят исследования таксических (Fraenkel, Gunn, 1940; Kennedy, 1945; Adler, 1971; Мазохин-Поршняков, 1965; Хайнд, 1975) и оптомоторных (Mittelstaedt, 1957, 1962; Hassenstein, 1959; Horridge, 1966; Wilson, Hoy, 1968, и др.) реакций, строения и функций сенсорных систем (Bullock, Horridge, 1965; Мазохин-Поршняков, 1965; Dethier, 1972; Horridge, 1975; Францевич, 1979, 1980), а также полевые исследования маршрутных трасс (Фриш, 1966; Шовен, 1972). Вместе с тем приходится признать, что функциональные механизмы ориентации ввиду их большой сложности остаются слабо изученными.

Высказывалось мнение, что одним из механизмов маршрутной ориентации слепней и других хорошо летающих насекомых может быть алгоритм оптимизации высоты маршрутной трассы (Иванов, 1998). Основанием для этого предположения были результаты наших полевых исследований маршрутных трасс слепней рода *Hybomitra* и шмелей *Bombus terrestris*. Эти работы показали, что при полетах над сравнительно обширным водным зеркалом, т. е. над ровной однородной поверхностью, слепни обычно летят на высоте, которая нередко составляет около 1—1.5 м и часто может достигать 0.2—0.3 м (Иванов, 1994). Наименьшая наблюдавшаяся высота полета (0.2—0.3 м) была характерна в основном для трасс, прокладывавшихся со стартовых площадок к берегу, находившемуся на расстоянии больше 50—100 м. В то же время при полетах над водным зеркалом на небольшие расстояния (менее 50—100 м) полетная траектория обычно была наклонена к горизонтальной плоскости под определенным углом и часто имела вид плавной изогнутой линии, конкретный вид которой зависел от высоты береговой полосы, т. е. от береговых зрительных ориентирующих раздражителей. Следует подчеркнуть, что стартовая площадка была расположена на высоте 80 см от водной поверхности. Таким образом, подопытные особи, предпочитавшие

полет на высоте менее 80 см, демонстрировали поствзлетное снижение к водному зеркалу, минимизируя тем самым высоту полетной трассы. Поэтому имеются веские основания полагать, что в регуляции полета насекомых может участвовать некий алгоритм ориентации, позволяющий оценивать расстояние до ближайших предпочитаемых биотопов и обеспечивающий минимизацию высоты маршрутной трассы, прокладываемой над сравнительно протяженной ровной поверхностью. Когда стартовая площадка находилась на небольшой поляне, окаймленной древесной растительностью, многие шмели *B. terrestris* и слепни рода *Hybomitra* предпочитали, покидая поляну, прокладывать маршрутную трассу над наиболее низкими в избранном направлении маршрута участками древостоя, оптимизируя высоту полетной трассы (Иванов, 1998).

Адаптивное значение такого алгоритма пространственной ориентации может состоять в уменьшении маршрутных затрат времени и энергии. Существование этого функционального механизма позволяет объяснить полевые наблюдения, показывающие, что хорошо летающие насекомые нередко прокладывают маршрут над ровной поверхностью (полянами, дорогами, тропами и т. п.) на небольшой высоте. Следует отметить, что этот алгоритм может быть лишь одним из многих разнообразных механизмов, обуславливающих маршрутную ориентацию. Высота и конкретный вид полетных траекторий несомненно зависят также от наземных препятствий (древесно-кустарниковой растительности, неровностей рельефа и т. п.), над которыми насекомым приходится прокладывать полетную трассу, предпочитаемых маршрутных зрительных ориентиров, а также от ориентирующих раздражителей, участвующих в регуляции пищевых, репродуктивных и других поведенческих реакций.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Избирание многими слепнями рода *Hybomitra* на стартовых площадках, размещенных на водном зеркале озера на разных расстояниях от береговой линии, направлений маршрута к ближним участкам берега свидетельствует о том, что они способны пользоваться зрительными наземными маршрутными ориентирами и могут в определенных пределах оценивать расстояние до предпочитаемых биотопов. На использование слепнями в маршрутной ориентации зрительных наземных ориентиров указывают также полеты над водным зеркалом вдоль береговой линии и способность к изменению направления полетной трассы, что не характерно для фототаксических реакций, опосредуемых ориентацией по солнцу. Это, конечно, не означает, что при прокладывании полетных трасс слепни не способны ориентироваться по запаху прокормителя, либо по другим ориентирующим раздражителям, или использовать для этого в определенных обстоятельствах астроориентацию.

Предложенная нами методика изучения полетных трасс, прокладываемых насекомыми над протяженной однородной ровной поверхностью, обеспечивает благоприятные условия для визуального наблюдения траекторий полета, позволяет минимизировать число наземных объектов, которые могут служить ориентирующими раздражителями, и может оказаться полезной в сравнительных исследованиях маршрутной ориентации.

Работа была выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований Российской академии наук. Грант № 94—04—12092-а.

# Список литературы

- (Иванов В. П.) Ivanov V. P. Behavioral features and communication in social wasps (Vespidae, Hymenoptera) // Sensory systems and communication in Arthropods. Basel; Boston; Berlin: Birkhauser Verlag, 1990. P. 149—153.
- Иванов В. П. Экспериментальное исследование маршрутной ориентации слепней *Hybomitra* (Diptera, Tabanidae) в полевых условиях // Паразитология. 1994. Т. 28, вып. 5. С. 364—372.
- (Иванов В. П.) Ivanov V. P. Orientation behaviour of bumblebees *Bombus* sp. (Bombinae, Hymenoptera) on the nest territory // Abstr. IVth Intern. Colloquium on Social Insects. St. Petersburg, 1996a. P. 23.
- (Иванов В. П.) Ivanov V. P. Orientation behaviour of social wasps *Vespula vulgaris* (Vespinae, Hymenoptera) on the nest territory // Abstr. IVth Intern. Colloquium on Social Insects. St. Petersburg, 1996b. P. 24.
- Иванов В. П. Сравнительное экспериментальное исследование маршрутной ориентации слепней *Hybomitra* (Diptera: Tabanidae) и шмелей *Bombus* (Hymenoptera: Bombinae) // Паразитология. 1998. Т. 32, вып. 3. С. 248—256.
- Константинов С. А. Дистанция нападения, дальность и характер суточного разлёта слепней рода *Hybomitra* (Diptera, Tabanidae) // Паразитология. 1993. Т. 27, вып. 5. С. 419—426.
- Купрессова В. Б., Савельева И. М., Шевякова Е. С., Ершов В. И. Некоторые особенности поведения слепней при поиске объектов питания // Этология насекомых и клещей. Томск, 1977. С. 76—86.
- Мазохин-Поршняков Г. А. Зрение насекомых. М.: Наука, 1965. 263 с.
- Мак-Фарленд Д. Поведение животных. М.: Мир, 1988. 519 с.
- Потапов А. А. К методике определения численности слепней и дальности их полета // Мед. паразитол. 1961. Т. 50, вып. 1. С. 51—55.
- Скуфьин К. В. Экология нападения слепней на добычу // Тр. Воронеж. ун-та. 1958. Т. 45, вып. 1. С. 55—64.
- Скуфьин К. В. Фенология, сезонная и суточная динамика лёта слепней (Tabanidae) // Вопросы экологии. Т. 3. Киев, 1959. С. 54—63.
- Францевич Л. И. Зрение беспозвоночных // Рук-во по физиологии. Эволюционная физиология. Ч. 1. Л.: Наука, 1979. С. 473—498.
- Францевич Л. И. Зрительный анализ пространства у насекомых. Киев, 1980. 288 с.
- Фриш К. Из жизни пчел. М.: Мир, 1966. 200 с.
- Хайнд Р. Поведение животных. М.: Мир, 1975. 855 с.
- Шеперд Г. Нейробиология. Т. 1. М.: Мир, 1987. 454 с.
- Шовен Р. Поведение животных. М.: Мир, 1972. 487 с.
- Adler H. E. Orientation: sensory basis // Ann. N. Y. Acad. Sci. 1971. Vol. 188. P. 1—408.
- Beesley W. N., Crowe W. The bionomics of *Chrysops silacea* Austen. II. The biting rhythm and dispersal in rain forests // Ann. Trop. Med. Parasitol. 1963. Vol. 57, N 2, P. 191—203.
- Bennett G. F., Smith S. M. Phosphorus for marking Tabanidae (Diptera) // Mosq. News. 1968. Vol. 28, N 4. P. 559—569.
- Beusekom G., van. Some experiments on the optical orientation in *Philanthus triangulum* Fabr. // Behaviour. 1948. Vol. 1. P. 195—225.
- Bullock T. H., Horridge G. A. Structure and function in the nervous system of invertebrates. Vol. 1—2. San Francisco; London: Freeman & Co., 1965.
- Dethier V. G. The physiology of insect senses. 2 ed. London; N. Y.: Methuen, 1972. 266 p.
- Fraenkel G. S., Gunn D. L. The orientation of animals. Oxford: Clarendon Press, 1940. 352 p.
- Hansons B. J. Review: Tabanidae of the East Coast as an economic problem // J. N. Y. Entomol. Soc. 1979. Vol. 87, N 4. P. 312—318.
- Hassenstein B. Optokinetische Wirksamkeit bewegter periodischer Muster // Z. Naturf. 1959. Bd 14. S. 659—674.
- Horridge G. A. Optokinetic memory in the locust // J. Exp. Biol. 1966. Vol. 44. P. 255—262.
- Horridge G. A. Optical mechanisms of clear-zone eyes // The compound eye and vision of insects. Oxford: Clarendon Press, 1975. P. 255—298.

- Jander R. Insect orientation // *Ann. Rev. Entomol.* 1963. Vol. 8. P. 95—114.
- Joyce J. M., jr., Hansons B. J. The influence of weather on the activity and behavior of Greenhead Flies, *Tabanus nigrovittatus* Macquart and *Tabanus lincola* Fabricius // *J. Entomol. Soc.* 1968. Vol. 76, N 2. P. 72—80.
- Kennedy J. S. Classification and nomenclature of animal behaviour // *Nature*, London, 1945. Vol. 156. P. 754.
- Mittelstaedt H. Prey capture in mantids // *Recent Advances in Invertebrate Physiology*. Univ. Oregon Publ., 1957. P. 51—71.
- Mittelstaedt H. Control systems of orientation in insects // *Ann. Rev. Ent.* 1962. Vol. 7. P. 177—198.
- Morgan N. C., Lee R. P. Vegetative barriers influence flight direction of saltmarsh greenheads // *Mosq. News*. 1977. Vol. 37, N 2. P. 263—267.
- Schultse T. L., Hansons E. J., Trout J. R. Some environmental factors affecting the daily and seasonal movements of the saltmarsh greenhead, *Tabanus nigrovittatus* // *Environ. Entomol.* 1975. Vol. 4, N 5. P. 965—971.
- Sheppard P. S., Wilson B. H. Flight range of Tabanidae in the Louisiana bottomland hardwood forest // *Environ. Entomol.* 1976. Vol. 5, N 4. P. 752—754.
- Sheppard P. S., Wilson B. H., Farthing B. R. Flight routes of Tabanidae in the Louisiana bottomland hardwood forests // *Environ. Entomol.* 1980. Vol. 9, N 5. P. 489—491.
- Tinbergen N. Über die Orientierung des Bienenwolfes (*Philanthus triangulum* Fabr.) // *Z. Vergl. Physiol.* 1935. Bd 21. S. 699—716.
- Tinbergen N., Kruyt W. Über die Orientierung des Bienenwolfes (*Philanthus triangulum* Fabr.). III. Die Bevorzugung bestimmter Wegmarken // *Z. Vergl. Physiol.* 1938. Bd 25. S. 292—334.
- Wilson D. M., Hoy R. R. Optomotor reaction, locomotory bias and reactive inhibition in the milkweed bug *Oncopeltus* and the beetle *Zophobas* // *Z. Vergl. Physiol.* 1968. Bd 58. S. 136—152.

ЗИН РАН, Санкт-Петербург, 199034

Поступила 20.12.1998

# THE EXPERIMENTAL STUDY OF THE FLIGHT ORIENTATION OF HORSEFLIES OF THE GENUS *HYBOMITRA* (DIPTERA: TABANIDAE)

V. P. Ivanov

*Key words:* Horsefly, Tabanidae, *Hybomitra*, behavior, orientation.

## SUMMARY

The horseflies of the genus *Hybomitra* flew out of artificial startpoints disposed on the lake surface with size about 1 km<sup>2</sup>. At favorable weather conditions for a flight (17—22°, wind 0—1 m/sec, clouds 0—5 %) the horseflies flew in the majority of cases to nearer shore lines. At lesser favorable conditions (16—17°, wind 3—5 m/sec, clouds 60—100 %) decreased the number of insects flying to far points of the lakeshore. Unfavorable conditions (16—17°, wind 5—8 m/sec, clouds 80—100 %) almost completely suppressed the flight activity on the start points disposed over 100 m from the lakeshore.

When the flight trajectories from start points to lakeshore were over 50 m in length the horseflies usually flew at 0.2—1.5 m above the water surface. These peculiarities of flight trajectories are probably caused by special functional mechanism, which ensure the optimal height the flight trajectories.